Pedobiologia **33**, 17–35 (1989)
VEB Gustav Fischer Verlag Jena

Ecole Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie, Paris, France

# Place des animaux détritivores et des microorganismes décomposeurs dans les flux d'énergie des savanes africaines[1])

M. LAMOTTE

Avec 11 figures

(Accepté: 88-08-26)

## 1. Remarques préliminaires

Tout écosystème est caractérisé par les flux d'énergie qui, depuis la fixation du rayonnement lumineux par la photosynthèse des végétaux, le traversent en passant par les animaux herbivores et détritivores, par les carnivores et par les microorganismes décomposeurs. Considérant plus spécialement ici les niveaux des détritivores et des décomposeurs, nous nous proposons de montrer les traits principaux de ces flux dans les milieux herbacés tropicaux et de faire ressortir en outre les différences majeures qui existent entre les savanes des zones sèches et celles des zones humides.

## 2. Production, consommation par les herbivores et destruction par le feu de la matière organique végétale des savanes

Les milieux tropicaux à dominante herbacée – et plus spécialement graminéenne – occupent en Afrique des superficies considérables au nord et au sud de la zone des forêts équatoriales et tropicales. Ils correspondent à des climats où les températures moyennes mensuelles restent constamment élevées au cours de l'année – de 23 à 28 °C – tandis que les pluies déterminent au contraire des saisons sèches et des saisons humides très contrastées. Les deux diagrammes de la fig. 1 traduisent deux types de climat rencontrés dans ces milieux tropicaux que l'on regroupe souvent sous le nom de «savanes», bien que le concept manque de précision.

De fait, le terme de «savanes» correspond à des types physionomiques divers qui vont d'étendues herbacées pratiquement sans arbres à des formations qui sont plutôt des forêts claires où les plantes ligneuses occupent dans le paysage une place prépondérante. Du point de vue fonctionnel, ce sont plutôt la hauteur totale plus ou moins grande des précipitations et surtout la durée plus ou moins longue de la saison sèche qui déterminent les caractéristiques majeures des écosystèmes de savane, introduisant de nettes différences entre les savanes sèches et les savanes humides.

Sans revenir sur le détail des variations de la production primaire dans les divers types de savane, rappelons que cette production peut varier dans de larges limites. Elle est de $12\,t \times ha^{-1} \times a^{-1}$ ($20\,900\,kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$)[2]) dans des savanes sèches comme celle du Serengeti en Afrique Orientale, sous 600 mm de pluies, et atteint $28\,t \times ha^{-1} \times a^{-1}$ ($47\,600\,kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$) dans celles de Lamto (Côte-d'Ivoire) où tombent en moyenne 1 250 mm d'eau. Elle peut même être bien supérieure – jusqu'à plus de $40\,t \times ha^{-1} \times a^{-1}$ – dans d'autres savanes humides comme les savanes à *Pennisetum* de l'Ouest africain, mais ce sont là des écosystèmes qui ne sont que transitoires car le climax local est alors un climax forestier. Elle est au contraire bien plus faible dans les formations du type sahélien, qui ne sont plus, à proprement parler, de véritables savanes.

---

[1]) Cet article est écrit en hommage au Professeur AMYEN MACFADYEN de l'Université d'Ulster, Coleraine.

[2]) $1\,t \triangleq 10^3\,kg \triangleq 10^6\,g \triangleq 1\,Mg$ (megagram).

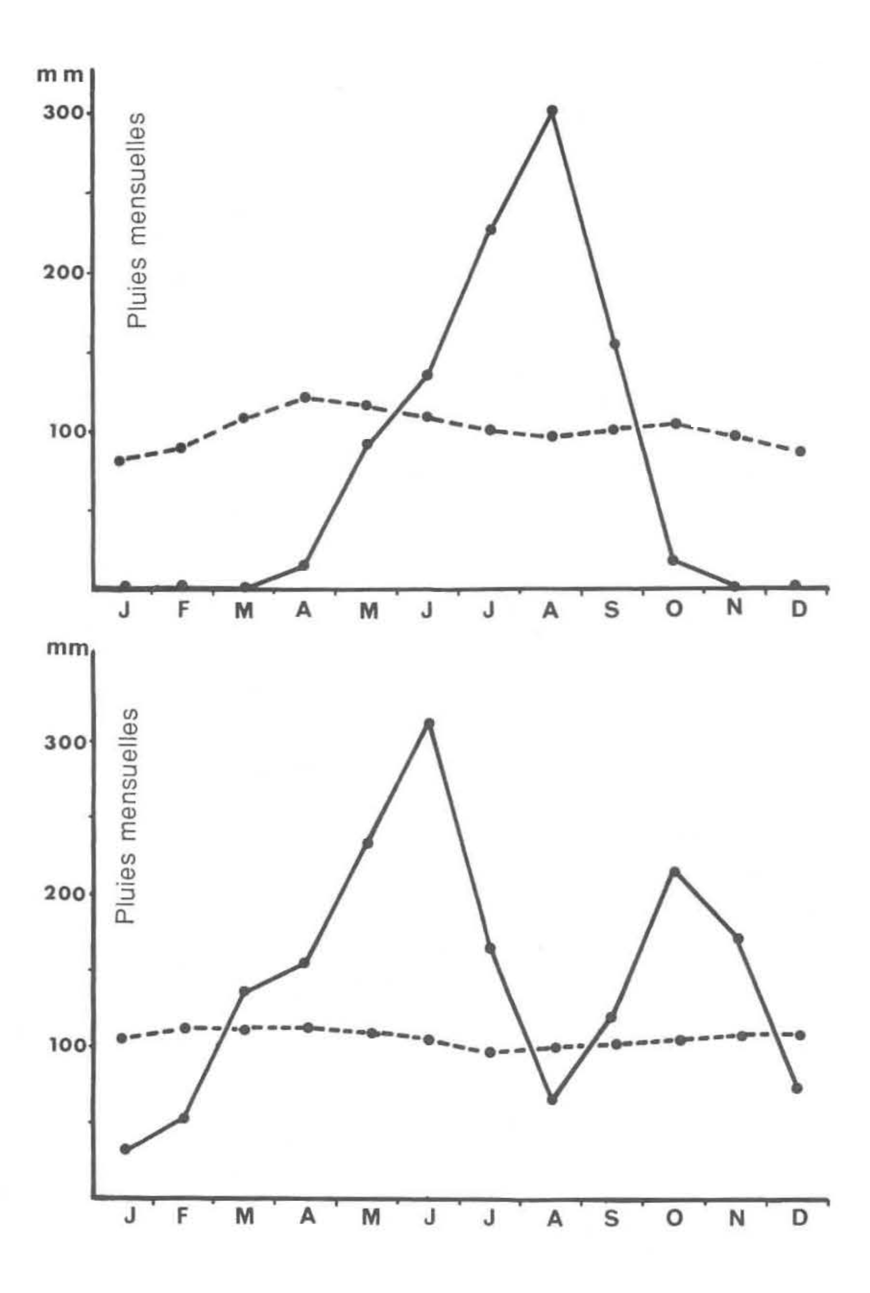
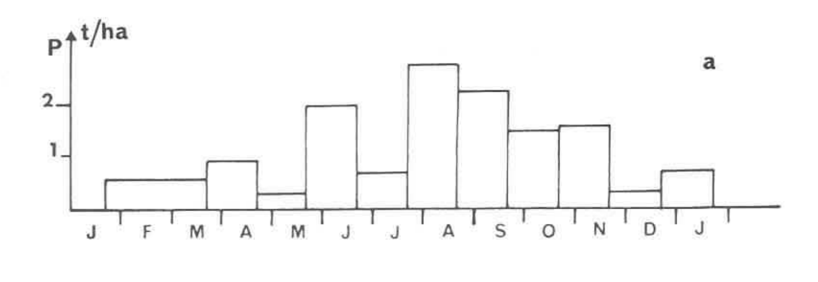



Fig. 1. Diagrammes ombrothermiques (P = 4 t) correspondant aux cycles saisonniers moyens de la savane sèche de Serengeti (en haut, P = 600 mm) et de la savane humide de Lamto (en bas, P = 1 250 mm).

Le cycle annuel de la production, très lié au régime des pluies, va d'une production étalée tout au long de l'année dans les savanes humides à des productions limitées dans le temps à la seule période des pluies dans le cas des savanes plus sèches (fig. 2).

Ajoutons qu'en rapport avec ces cycles saisonniers, la grande majorité des herbes sont pérennes dans les savanes humides, tandis que des espèces annuelles tendent à prendre une place plus importante dans les savanes les plus sèches, devenant même largement prédominantes dans les milieux sahéliens les plus secs.

La répartition de la phytomasse et de la production entre les strates épigée et hypogée est une



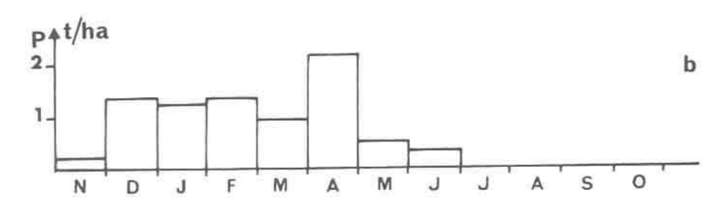




Fig. 2. Cycle saisonnier de la production du tapis herbacé des savanes de Lamto (a, d'après César & Menaut, 1974) et des savanes du Serengeti (b, d'après Sinclair, 1975).

autre caractéristique importante des savanes. Dans la majorité des cas, la biomasse hypogée dépasse sensiblement la biomasse épigée. Le fait est particulièrement net dans les savanes sèches à herbes pérennes. C'est seulement lorsque les herbes annuelles prennent le pas sur les pérennes que la partie hypogée devient inférieure à la partie épigée.

Un autre trait essentiel est le passage annuel du feu, qui n'épargne que peu des savanes et jamais pour longtemps. A tel point que l'on peut considérer l'incendie régulier de la végétation comme l'un des facteurs les plus typiques de la vie des écosystèmes de savane. Ses conséquences sont d'abord une minéralisation presque instantanée de presque toute la fraction épigée de la phytomasse (fig. 3). Elles sont en même temps une accentuation des variations saisonnières, tant de la production primaire que des conditions microclimatiques et des cycles vitaux des divers organismes hétérotrophes.

Dans toutes les savanes, mais de façon particulièrement nette dans les savanes humides, l'excès d'eau par rapport aux sels minéraux disponibles durant leur période principale de croissance entraîne chez les herbes une proportion excessive de cellulose et au contraire une teneur en protéines très faibles, inférieure aux 6 p. cent qui constituent la limite inférieure permettant la croissance des animaux herbivores, qu'il s'agisse des Mammifères Ongulés et plus encore des Acridiens. Ces herbes cessent ainsi d'être comestibles peu de semaines après le début de leur croissance (fig. 4). Il va résulter de cette non-consommation une rapide accumulation de matière végétale qui, avec l'arrivée de la saison sèche, meurt, jaunit et se déshydrate. Toute la partie épigée de la végétation herbacée devient alors facilement la proie des flammes. Apparent paradoxe, la part détruite par le feu est d'autant plus grande que le climat est plus humide, ainsi qu'il apparaît sur les diagrammes de la fig. 8 où l'on voit aussi que la consommation des herbivores est au contraire d'autant plus faible que la savane est plus humide — et donc la production plus forte — (Lamotte, 1986).

La matière végétale non consommée vivante par les animaux herbivores et qui a été épargnee par le feu va être utilisée, morte, par tout un ensemble d'organismes animaux qualifiés de détritivores — ou saprophages — et par d'innombrables microorganismes décomposeurs, bactéries et champignons, dont les actions sont intimement associées.

Il s'en faut de beaucoup, certes, pour que toute la lumière soit faite sur ces phénomènes, qui se déroulent en grande partie dans le sol et dont la complexité est extrême. Ils représentent en effet un travail chimique difficile car des substances comme la cellulose et plus encore la lignine ont été sélectionnées au cours de l'évolution pour permettre aux plantes tant d'élaborer un squelette solide que d'échapper à une consommation trop facile par les animaux. Le but de cet exposé n'est donc pas

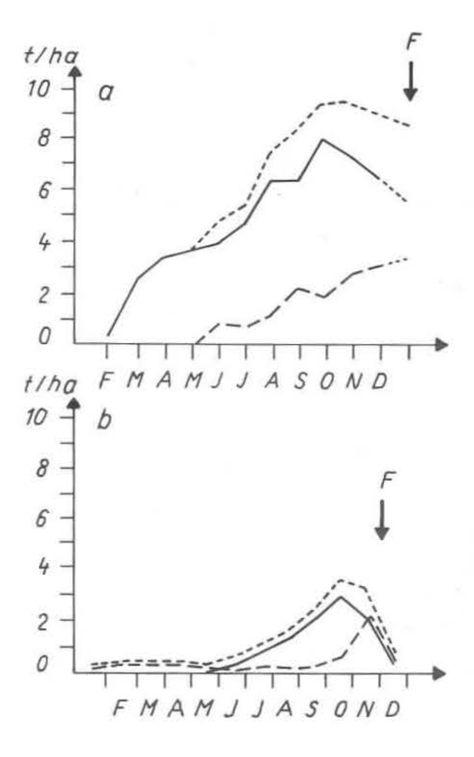



Fig. 3. Evolution saisonnière de la biomasse épigée a) dans la savane humide -à courte saison sèche- de Lamto (Côte-d'Ivoire), b) dans la savane sèche de Nazinga (Burkina-Faso). En trait plein: biomasse verte; en tireté: nécromasse; en pointillé: phytomasse totale. D'après CÉSAR (1971) et FOURNIER (1987).

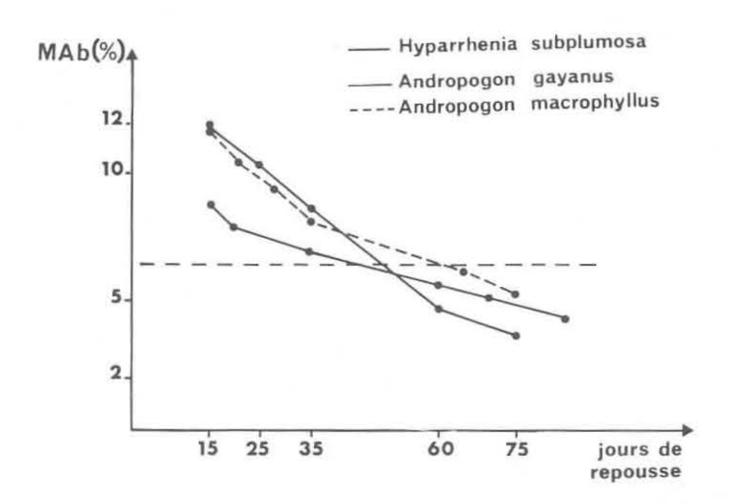



Fig. 4. Evolution de la teneur en matières azotées en fonction du nombre de jours de repousse après la coupe dans trois espèces de Graminées des savanes de l'Ouest africain.

d'examiner en détail les innombrables voies suivies par la décomposition de la matière végétale morte, mais au moins d'en examiner les modalités globales à l'échelle des écosystèmes de savane.

On tentera d'abord de déterminer les rendements énergétiques et la consommation des principaux types d'animaux détritivores. On cherchera ensuite à estimer quantitativement le rôle minéralisateur des microorganismes, bactéries et champignons, soit directement par leur respiration, soit indirectement en soustrayant à la production végétale l'ensemble des parts qui sont détruites par le feu et consommées par les animaux herbivores et détritivores.

## 3. Modalités de la consommation de la matière végétale morte

### 3.0. Considérations générales

La pauvreté en protéines qui limite et même empêche la consommation par les animaux herbivores des graminées encore vivantes mais âgées, joue plus encore sur la consommation de ces herbes lorsqu'elles sont mortes. Cette mauvaise qualité alimentaire se trouve accrue, semble-t-il, dans le cas des racines, plus riches en lignine et moins en substances azotées.

Malgré ce double obstacle de la pauvreté en protéines et de la forte stabilité chimique des lignines et celluloses, plusieurs processus vont interférer pour permettre la consommation puis la minéralisation de ces matières organiques non utilisées par les herbivores et non consumées par le feu de brousse.

Il existe tout d'abord des microorganismes, bactéries et champignons, qui sont capables d'utiliser directement le substrat carboné complexe du sol. Les champignons peuvent tirer des sels ammoniacaux présents dans le sol l'azote de leurs protéines tissulaires et certaines bactéries ont le pouvoir de fixer l'azote atmosphérique. Il se produit ainsi un enrichissement progressif en protéines de la nécromasse de la litière, qui va peu à peu redevenir un aliment utilisable par des animaux. Ces animaux, qualifiés habituellement de détritivores, sont en fait le plus souvent des consommateurs de bactéries et de mycéliums de champignons. Par leur action mécanique de trituration, ils stimulent d'ailleurs l'action ultérieure des microorganismes.

Cette utilisation des microorganismes peut se faire aussi de façon symbiotique, et cela selon deux modalités. Dans la première, l'animal abrite les microorganismes dans son tube digestif, au sein duquel ils produisent les fermentations et les dégradations diverses qui mènent à la formation de molécules plus directement utilisables et en même temps à un accroissement de la teneur en protéines. C'est la technique utilisée par des herbivores comme les Ongulés, par des larves de Coléoptères et sans doute par d'assez nombreux détritivores dont les Termites xylophages sont les mieux connus.

Un tel mode d'alimentation implique évidemment l'ingestion d'une grande quantité de matière puisqu'il faut fournir aux symbiotes la nourriture dont ils ont besoin et que deux niveaux trophiques se trouvent ainsi emboîtés.

L'autre modalité d'utilisation des microorganismes consiste à les cultiver à l'extérieur. C'est ce que font les Fourmis moissonneuses d'Amérique du groupe des *Atta* et les nombreux Termites d'Afrique qui cultivent des champignons.

Les divers groupes animaux qualifiés de détritivores au sens large se répartissent ainsi en catégories trophiques différentes mais présentant entre elles et avec les microorganismes des interactions étroites.

### 3.1. Esquisse des réseaux trophiques des organismes du sol

Dans les savanes, les feuilles mortes — sur pied mais plus encore une fois tombées à terre —, et dans une moindre mesure le bois mort et les racines mortes, ont comme principaux consommateurs animaux des Termites, et plus précisément des Termites fongivores — ou champignonnistes —. Ils collectent la matière végétale riche en cellulose et l'utilisent pour fabriquer après malaxage et imprégnation de salive des «meules» sur lesquelles se développent des mycéliums de champignons. Ces derniers ont une teneur en protéines qui en fait un aliment de valeur que les Termites peuvent alors réellement digérer et utiliser avec un rendement d'assimilation élevé.

Les Termites champignonnistes, souvent constructeurs de grandes termitières, épigées, se rencontrent dans presque toutes les savanes, même les plus sèches, puisqu'ils sont capables, grâce à leurs constructions, d'échapper aux contraintes climatiques défavorables du milieu.

Ces Termites mis à part, peu d'animaux de taille non microscopique consomment la litière végétale en savane puisque, comme cela a été dit, l'utilisation d'un aliment aussi pauvre en azote ne peut se faire qu'avec l'aide de symbiotes. C'est pour cette raison que, contrairement aux régions tempérées, il n'y a dans les savanes, même humides, que relativement peu de Vers de terre consommateurs de litière; pour des raisons climatiques ils sont même tout à fait absents dans les savanes sèches.

Il existe en revanche beaucoup de bactéries libres et de champignons qui, dans le sol en particulier, où les conditions hydriques sont plus favorables, vont utiliser directement les lignines et celluloses des végétaux morts comme source de matière carbonée. Leur action chimique sur le substrat, d'une part, l'accumulation de leur protoplasme d'autre part, développent la formation de débris organiques de plus en plus fragmentés et enrichis en azote, devenus ainsi consommables par un ensemble d'animaux, notamment de larves d'Insectes, de Diplopodes et de Microarthropodes tels que les Acariens. Ces divers animaux accentuent la fragmentation des débris, en même temps qu'ils rejettent dans le milieu d'abondants excréments, permettant à des bactéries et champignons de poursuivre plus activement leur action de décomposition.

Les fragments les plus finement déchiquetés de la matière végétale mêlés aux excréments de détritivores et aux corps des microorganismes, vivants ou morts, deviennent peu à peu une matière organique amorphe mélangée aux éléments minéraux du sol. Cette matière constitue une masse alimentaire disponible pour d'autres animaux que l'on qualifie de géophages ou humivores. Ils vont extraire de cette masse les éléments qui leur sont nécessaires, soit en les digérant eux-mêmes, soit en digérant des microorganismes présents dans leur tube digestif.

Ces géophages sont surtout représentés dans deux groupes animaux: les Termites et les Oligochètes. Les Termites géophages, qualifiés le plus souvent d'humivores, sont reconnaissables à leurs ouvriers dont l'abdomen est noirâtre parce que rempli de terre organique. Ils peuvent, dans les savanes humides, être plus abondants encore que les Termites champignonnistes mais deviennent plus rares dans les savanes sèches (tabl. 1). Dans les sols sableux — un milieu défavorable pour eux — ils se localisent au niveau des racines en décomposition, dont ils suivent le chevelu et utilisent la matière organique.

Tableau 1. Densités et biomasses moyennes (en g de masse fraîche) des différents groupes de Termites de deux savanes africaines (d'après JOSENS, 1972, pour Lampto, et LEPAGE, 1974, pour Fété Olé).

| | Savane sèche sahélienne (Fété Olé) | | Savane guinéenne humide (Lamto) | |
|---|---|---|---|---|
| | $n \times ha^{-1}$ | $g \times ha^{-1}$ | $n \times ha^{-1}$ | $g \times ha^{-1}$ |
| Xylophages | 80000 | 170 | 380000 | 950 |
| Champignonnistes | 920000 | 7200 | 4500000 | 4900 |
| Fourrageurs[1]) | 1300000 | 2300 | 1500000 | 7100 |
| Humivores | rares | rares | 2770000 | 6510 |
| **Total** | **2300000** | **9700** | **9100000** | **19500** |

[1]) Les Termites fourrageurs, qui récoltent et consomment des herbes vivantes, sont des herbivores et non des détritivores.

Les Oligochètes géophages sont, eux aussi, spécialement abondants dans les savanes les plus humides où ils arrivent à constituer la masse principale des animaux du sol. LAVELLE (1981) distingue parmi eux, selon la richesse en matière organique du sol où ils vivent, des polyhumiques, dans les sols les plus riches, des mésohumiques, et enfin des oligohumiques dans les sols plus pauvres. Cette classification correspond aussi, dans une certaine mesure, à

la profondeur de l'horizon du sol où vit l'animal, les horizons les plus profonds se trouvant être les plus pauvres en matière organique, les horizons superficiels les plus riches.

A la différence de la production primaire, réalisée en une étape unique par les plantes et par elles seules, la minéralisation de la matière organique, phase complémentaire de la production dans le fonctionnement d'un écosystème, repose sur un ensemble très complexe d'activités biologiques où interviennent de nombreuses espèces, tant de macro- que de microorganismes, se succédant les unes aux autres et interférant les unes avec les autres aux différents stades de la minéralisation.

Il n'en reste pas moins que deux grands ensembles peuvent être distingués: les microorganismes, dits décomposeurs parce qu'ils donnent l'impression de faire disparaître en quelque sorte la matière organique, et les animaux détritivores, saprophages ou géophages selon le stade de dégradation de la matière où ils interviennent. Dans un cas comme dans l'autre l'énergie ingérée se répartit entre les trois compartiments qui caractérisent le métabolisme de tout organisme hétérotrophe: **(1)** des excréments correspondant à l'énergie non assimilée, **NA**; **(2)** de la matière vivante synthétisée, **P**; **(3)** une fraction minéralisée par la respiration, **R**. Quelle est la part respective de ces trois composantes du flux énergétique chez les divers animaux qui peuplent les savanes?

## 4. Aspects quantitatifs de la consommation et de la minéralisation de la matière organique par les animaux détritivores

### 4.1. Principe de l'étude

Pour déterminer l'action globale des populations d'animaux détritivores consommant de la matière organique morte — saprophages aussi bien que géophages —, il importe de connaître les rendements énergétiques individuels au sein des différentes espèces, puis d'intégrer ces résultats à l'échelle de leurs populations. La phase finale de l'opération est l'extension du bilan énergétique à l'échelle de l'ensemble des espèces qui constituent le «niveau» des détritivores.

L'étude des rendements énergétiques individuels a été réalisée pour quelques espèces, parfois dans la nature mais le plus souvent grâce à des élevages au laboratoire car ce sont là de véritables recherches physiologiques. On obtient ainsi le taux d'assimilation A/I, rapport de l'énergie réellement assimilée par l'organisme à l'énergie ingérée, le rendement brut de production P/I, rapport de la production (de croissance, de reproduction et de sécrétion) à l'énergie ingérée, et par conséquent P/A, rendement net de production. Mesurés sur des individus à divers stades de leur développement et dans différentes conditions de vie, ces paramètres peuvent être ensuite intégrés à l'échelle de la population naturelle de l'espèce dont on a suivi dans la nature l'évolution démographique au cours des saisons. Les méthodes employées sont celle de la formule de BOJSEN-JENSEN (1919) — ou de la courbe d'ALLEN (1971) — lorsque les cohortes sont bien individualisées, sinon celle du taux instantané de renouvellement de la biomasse (voir par ex. LAMOTTE, 1973).

A cette même échelle de la population naturelle, les études de terrain conduisent à déterminer la biomasse moyenne $\overline{B}$ durant un cycle annuel, d'où le rapport $P/\overline{B}$, taux annuel de renouvellement de cette biomasse. La connaissance conjointe de P/I et de $P/\overline{B}$ fournit la valeur du rapport $I/\overline{B}$, le **taux d'ingestion,** et par là, puisque $\overline{B}$ est connu, celle de l'énergie ingérée I, autrement dit la quantité de matière organique consommée.

De telles méthodes sont toutefois très lourdes. Aussi ne sauraient-elles être employées pour toutes les espèces. Comme il importe pourtant de connaître ce qui se passe à l'échelle de l'ensemble d'un écosysteme, et plus préciseément ici de tous les organismes détritivores de cet écosystème, des généralisations sont nécessaires à partir des résultats acquis par d'autres auteurs. Des règles ont en outre été établies, qui permettent des extrapolations relativement sûres. C'est ainsi, par exemple, que les taux d'assimilation apparaissent très liés au régime alimentaire et que les rendements de production sont par ailleurs peu variables au sein d'un groupe zoologique donné (LAMOTTE, 1983).

En ce qui concerne le taux de renouvellement de la biomasse $P/\overline{B}$, des lois générales ont été proposées pour estimer ce taux à partir de la connaissance de la durée de vie de l'espèce et des traits généraux de ses courbes de croissance et de mortalité (voir par exemple LAMOTTE & MEYER, 1978).

En première approximation on peut écrire en effet, si D est la durée de vie de l'espèce exprimée en années, et si $\overline{B}$ est la biomasse moyenne de sa population, que la production annuelle est de l'ordre de 3 $\overline{B}$/D. Cette valeur tombe à 2 $\overline{B}$/D pour des espèces à faible taux de reproduction et pour celles à longue durée de vie adulte; elle s'élève au contraire à 4 $\overline{B}$/D, sinon 5 $\overline{B}$/D, pour les espèces à forte natalité et stade adulte court.

Ces considérations aident à extrapoler les résultats obtenus sur une espèce à l'ensemble des espèces du même groupe.

### 4.2. Bilan énergétique de quelques animaux saprophages et géophages

De tous les animaux les saprophages et géophages sont ceux dont le bilan alimentaire est le moins bien connu. De fait, la nourriture qu'ils ingèrent ne peut généralement pas être définie avec précision, ce qui ne facilite pas l'expérimentation. Par ailleurs le fait que leur digestion se fasse le plus souvent avec la coopération de microorganismes rend difficile l'interprétation de la part qui revient à chacun des partenaires. Lorsqu'il s'agit de symbiotes internes, comme c'est le cas fréquemment avec des bactéries ou des levures, on peut les considérer comme partie intégrante de l'organisme détritivore. En revanche, lorsqu'il s'agit, comme dans le cas des Termites champignonnistes, de symbiotes extérieurs à l'animal, les rendements alimentaires par rapport à la matière végétale initiale prennent une signification différente, puisqu'il s'agit en réalité d'une succession de deux niveaux trophiques.

Nous prendrons pour exemples des espèces appartenant à deux groupes zoologiques bien différents, les Termites et les Vers de terre, au sein desquels existent des régimes bien distincts: saprophages d'une part, géophages d'autre part.

(a) **Les Termites champignonnistes** collectent des fragments de feuilles et de tiges mortes, de Graminées notamment, avec lesquels ils construisent des sortes de meules sur lesquelles se développent des champignons qu'ils consomment, au fur et à mesure de la croissance des mycéliums. Chaque meule se renouvelle ainsi progressivement au cours du temps, ce qui permet de déterminer la quantité de matière consommée.

JOSENS (1972, 1974) a pu, en marquant la nourriture consommée avec du noir de fumée inclus dans des morceaux de bois reconstitués, déterminer le taux de renouvellement d'une meule dans l'espèce *Ancistrotermes cavithorax*, dominante dans la savane humide de Lamto. Connaissant le poids des meules, leur nombre dans la termitière, le nombre et la biomasse des Termites qui l'habitent, il peut estimer ainsi le taux de consommation annuelle des Termites qui est de I/$\overline{B}$ # 700.

L'espèce la plus abondante — et la plus spectaculaire — de beaucoup de savanes est celle qui construit les termitières cathédrales, *Macrotermes subhyalinus*. Divers chercheurs ont tenté d'établir son bilan alimentaire, que représente le schéma de la figure 5 établi d'après les données de LEPAGE (1974 et comm. pers.) et WOOD & SANDS (1978). Ces résultats, compte tenu d'un taux de renouvellement de la biomasse estimé à P/$\overline{B}$ = 6,5 conduisent à un taux d'ingestion de I/$\overline{B}$ # 70, valeur sans doute quelque peu sous-estimée si l'on considère comme aliment ingéré la matière végétale collectée.

Des résultats ont été obtenus sur quelques autres espèces communes de Termites champignonnistes, mais des recherches nouvelles sur les bilans des diverses espèces seraient souhaitables car la sécurité des résultats obtenus laisse encore à désirer.

**(b)** Plus précis sans doute sont les résultats obtenus pour un **Ver de terre géophage**, *Millsonia anomala*, particulièrement abondant dans la savane de Lamto en Côte-d'Ivoire. Utilisant une technique ingénieuse pour déterminer la quantité de terre ingérée, LAVELLE (1975, 1977) a montré que le rendement d'assimilation A/I n'atteignait pas 0,09, valeur extrêment faible due sans doute à la difficulté qu'a l'animal de récupérer, dans l'énorme masse de terre ingérée, les particules susceptibles d'être digérées.

Le rendement de croissance tissulaire P/A = 0,06 est lui-même très faible, bien qu'il s'agisse d'un hétérotherme, et l'on peut sans doute attribuer ce résultat au fait que le déplacement dans le sol d'une part, le transit intestinal d'autre part, représentent des dépenses énergétiques considérables.

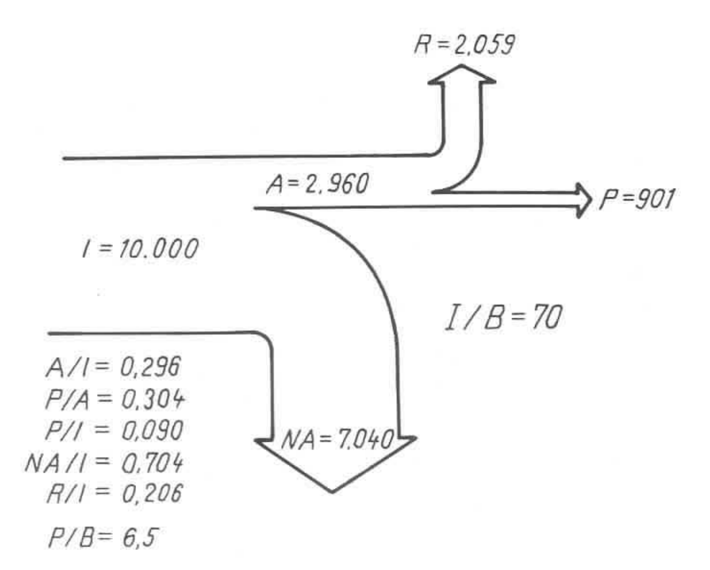



Fig. 5. Bilan énergétique à l'échelle de la population du Termite champignonniste *Macrotermes subhyalinus* (d'après des données de LEPAGE, 1974 et de WOOD & SANDS, 1978).

De fait, un Ver juvénile de cette espèce absorbe près de 20 fois son poids de terre par jour! Il faut ajouter que le fait de n'avoir pas mesuré la production de mucus, qui est peut-être égale au cinquième ou au quart de la production de croissance, conduit à sous-estimer beaucoup la production globale de l'espèce. Le rendement brut de production n'est ainsi que de 0,005, valeur la plus faible observée pour un animal (fig. 6).

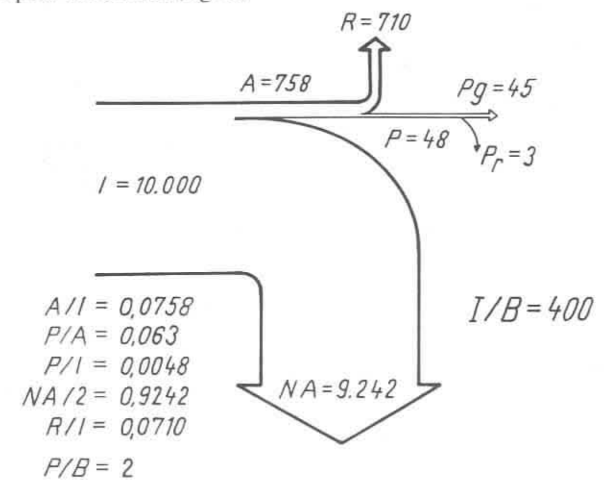



Fig. 6. Bilan énergétique à l'échelle de la population de l'Oligochète géophage *Millsonia anomala* (d'après LAVELLE, 1977, 1978).

Le taux annuel de renouvellement de la biomasse de la population, P/$\overline{B}$, est compris entre 2 et 4, valeur en rapport avec la durée de vie de l'espèce, qui ne dépasse que rarement une année, et la faible intensité de la reproduction (quelques cocons seulement par an). Quant au rapport de l'énergie ingérée à la biomasse, il atteint dans ces conditions I/$\overline{B}$ # 400, valeur considérable pour des

animaux à développement relativement lent et qui fait bien comprendre l'impact qu'a sur le milieu la population de ces Vers par lesquels transite une quantité considérable de sol.

**(c) Le Termite humivore** *Cubitermes exiguus*, géophage comme le Ver de terre *Millsonia anomala*, a fait l'objet de recherches de la part de HÉBRANT (1970), qui a mesuré un rendement d'assimilation A/I de 0,15. Le rendement P/I a été trouvé égal à 0,015 seulement, ce qui conduit à une valeur élevée, de l'ordre de 400, du taux d'assimilation $I/\overline{B}$.

Les valeurs de A/I et P/I mesurées chez *Cubitermes exiguus*, bien que très faibles, sont cependant supérieures à celles qui ont été déterminées par Lavelle chez le Ver *Millsonia anomala*. La cause en est peut-être, pour A/I, un équipement enzymatique plus performant du Termite et, pour P/I, la forte sécrétion de mucus – non prise en compte – qui caractérise les Vers et qui n'existe pas chez les Termites, protégés par une couche de chitine imperméable.

Comme il était prévisible, les animaux détritivores ont tous un faible taux d'assimilation A/I en rapport avec la qualité médiocre de l'aliment qu'ils ingèrent. Leur rendement net de production P/A est lui-même toujours faible – inférieur, et même parfois de beaucoup, à 0,10 – bien qu'il s'agisse d'Invertébrés, hétérothermes, et non de Vertébrés homéothermes. Par suite de ces faibles valeurs, et bien que le taux de renouvellement de la biomasse $P/\overline{B}$ ne soit généralement pas très élevé, surtout chez les Oligochètes, la quantité de matière ingérée par rapport au poids de l'animal est toujours importante, de l'ordre de $I/\overline{B} = 100$ à 400 chez les Termites champignonnistes, parfois même bien davantage chez les organismes géophages, Vers ou Termites.

Cependant, malgré ces valeurs élevées de $I/\overline{B}$, le taux de minéralisation – mesuré par $R/\overline{B}$ ($= R/I \times I/\overline{B}$) – reste faible par suite des faibles valeurs de A/I et donc de R/I. L'action de minéralisation devra donc être poursuivie par la décomposition des abondantes fécès des détritivores et ce travail sera celui des microorganismes. C'est ainsi qu'un géophage comme le Ver de terre *Millsonia anomala* ne minéralise que moins de 8 p. cent de l'énergie qu'il ingère, de sorte que les microorganismes auront à en minéraliser ensuite plus de 92 p. cent!

### 4.3. Le bilan global des animaux détritivores

Des groupes zoologiques nombreux sont présents dans la faune des détritivores qui peuplent les sols des savanes, tout au moins dans les savanes humides. On peut en donner un exemple avec le peuplement endogé de la savane de Lamto en Côte-d'Ivoire (tabl. 2).

Il apparaît toutefois que certains groupes sont prépondérants. C'est le cas des Oligochètes, dont la majorité sont géophages, et des Termites, répartis ici en deux ensembles sensiblement équivalents parmi les géophages et parmi les saprophages. Parmi les autres groupes, certaines Fourmis, les larves de certains Coléoptères, les Myriapodes Diplopodes et les Acariens occupent encore des places non négligeables, mais néanmoins sans rapport avec celles des Vers et des Termites (ATHIAS *et al.*, 1974).

Dans la savane humide de Lamto ce sont plus spécialement les Oligochètes, en majorité géophages, qui dominent largement; sur une production annuelle de $47\,600\,kJ \times m^{-2}$, ils en consomment selon LAVELLE (1978) 22990, tandis que les Termites, tant saprophages que géophages, n'en utiliseraient que 2510, valeur dont on peut toutefois soupçonner qu'elle est sensiblement sous-estimée. A eux seuls ces deux groupes ingèrent donc plus de $25\,500\,kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$ – soit $15\,t \times ha^{-1} \times a^{-1}$ en masse sèche – de matière organique, alors que la consommation de l'ensemble des herbivores n'est que de $420\,kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$, soixante fois moins que celle des saprophages et géophages (fig. 7)! Le feu, quant à lui, y détruit $8\,t \times ha^{-1} \times a^{-1}$ ($15\,046\,kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$).

Il faut dire cependant que, de la quantité énorme de matière organique ingérée par les consommateurs primaires, et plus spécialement par les détritivores, la partie réellement minéralisée – celle qui correspond à la respiration – ne représente qu'environ $3\,090\,kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$ (soit 12 p. cent seulement de la quantité ingérée) tandis que $22\,560\,kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$ retournent au sol sous forme d'excréments, à la disposition essentiellement des microorganismes (voir fig. 9). Les $250\,kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$ restants représentent la production des animaux détritivores qui sera elle aussi minéralisée, mais plus tard, avec les niveaux trophiques supérieurs.

Tableau 2. Animaux saprophages et géophages de la savane humide de Lamto.

| Saprophages | | Géophages | |
|---|---|---|---|
| Groupe | Biomasse ($mg \times m^{-2}$) | Groupe | Biomasse ($mg \times m^{-2}$) |
| Oligochètes | 3000 | Enchytréides | 50 |
| Pauropodes & | | Oligochètes | 27000 |
| Polyxénides | 10 | Termites humivores | 500 |
| Diplopodes | 316 | | |
| Acariens | 95 | | |
| Collemboles | 45 | | |
| Protoures | 6 | | |
| Termites fongivores | 490 | | |
| Termites xylophages | 95 | | |
| Fourmis | 200 | | |
| Larves de | | | |
| Coléoptères | 70 | | |
| Larves de Diptères | 28 | | |
| **Total** | **4355** | **Total** | **27550** |

Note: Biomasse **(masse fraiche).** D'après ATHIAS, JOSENS & LAVELLE (1974).

Dans la savane plus sèche du Serengeti, en Afrique orientale, à herbes courtes, les Oligochètes ne jouent plus aucun rôle et ce sont des Termites champignonnistes qui représentent de loin le groupe le plus important de détritivores. Compte tenu de l'abondance des grands Mammifères, on peut penser que les divers groupes coprophages occupent aussi une place non négligeable. D'après les données de SINCLAIR (1975), la consommation par les détritivores atteindrait au total $5\,700 kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$, soit plus de 27 p. cent des $20\,900 kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$ de la production primaire, une proportion nettement plus élevée que dans la savane humide de Lamto (fig. 8). La part du feu dans la destruction de la matière végétale est toutefois ici bien plus réduite ($1\,000 kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$ au lieu de $15\,000 kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$) et, par ailleurs, ce sont ici des détritivores saprophages et non les géophages qui jouent le rôle principal. Sur la phytomasse consommée par les animaux détritivores, la fraction minéralisée ($R_{sg} = 1\,450 kJ \times m^{-2}$) représente environ 7 p. cent de la production primaire – sensiblement moins que celle qui est minéralisée par les herbivores ($R_h = 1\,900 kJ \times m^{-2}$), le reste étant utilisé ensuite par des microorganismes, champignons symbiotes des Termites ou bactéries intervenant dans la décomposition (voir fig. 8 et plus loin fig. 10).

Une autre savane du Serengeti, où la pluviosité est plus forte (900 mm) et plus étalée dans l'année, et donc la production plus élevée ($25\,100 kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$) mais l'action du feu plus importante ($5\,850 kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$), présente, en ce qui concerne la consommation et la minéralisation par les animaux détritivores, une situation qui se rapproche légèrement de celle de la savane humide de Lamto.

Dans la mesure où les trois exemples connus avec une relative sécurité le permettent, on peut conclure que, sous les climats les plus secs, l'ensemble des animaux consomment une fraction plus élevée et cela sans doute par suite de la teneur plus élevée de la production primaire en protéines des végétaux. Pour la même raison, les saprophages qui se nourissent directement de débris végtaux jouent dans les savanes sèches un rôle prépondérant par rapport aux géophages, tandis que ces derniers prédominent très largement sous la forme de Termites humivores et plus encore de Vers de terre géophages dans les savanes les plus humides.

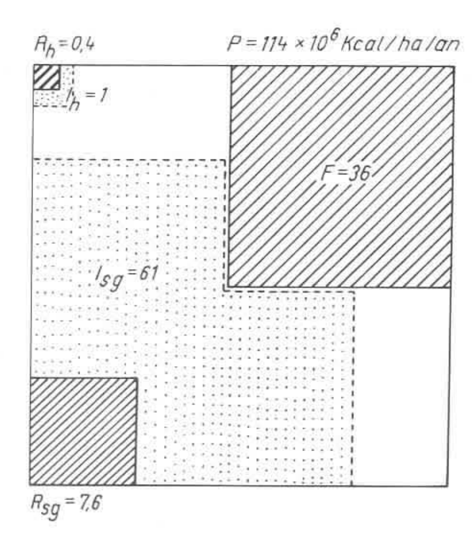



Fig. 7. L'écosystème de la savane de Lamto: parts de l'énergie produite respectivement consumées par le feu de brousse (F), ingerées ($I_h$) et minéralisées ($R_h$) par les herbivores, ingérées ($I_{sg}$) et minéralisées ($R_{sg}$) par les détritivores saprophages et géophages. Les énergies sont exprimées en kcal × $ha^{-1}$ × $a^{-1}$ [1 cal ≙ 4.1868 J.]. (D'après LAMOTTE, 1987).

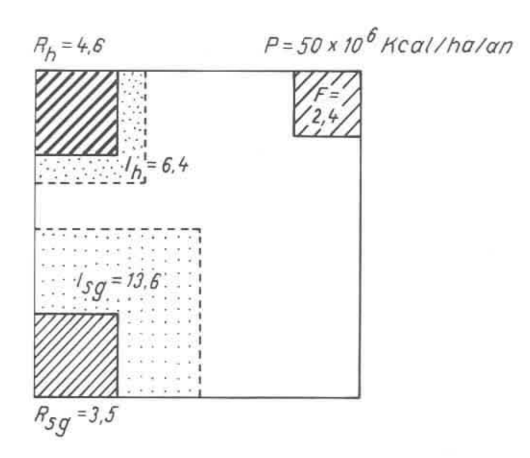



Fig. 8. L'écosystème de la savane de Serengeti: parts de l'énergie produite respectivement consumées par le feu de brousse (F), ingéres ($I_h$) et minéralisées ($R_h$) par les herbivores, ingérées ($I_{sg}$) et minéralisées ($R_{sg}$) par les détritivores saprophages et géophages. Les énergies sont exprimées en kcal × $ha^{-1}$ × $a^{-1}$. (D'après LAMOTTE, 1987).

## 5. La part des microorganismes dans la minéralisation de la matière organique

Si le rôle et la place des animaux détritivores peuvent être déterminés directement à partir de l'étude des bilans alimentaires et de la dynamique de leurs populations, il n'en va pas de même pour les microorganismes. Certes des dénombrements ont été faits dans divers sols de savane (voir KAISER, 1979, 1981); dans le cas de la savane de Lamto en particulier, les travaux de POCHON & BACVAROV (1973), de RAMBELLI *et al.* (1972, 1973) et de SCHAEFER (1974) donnent une idée des valeurs obtenues. Les tableaux 3 et 4 rappellent quelque-uns de ces résultats.

De tels dénombrements ne rendent toutefois pas compte de la dynamique des populations de ces microorganismes, non plus que de leur activité métabolique, activité dont les grandes catégories indiquées dans les tableaux 3 et 4 montrent la diversité. Particulièrement intéressante serait la

connaissance, encore bien insuffisante malheureusement, de la fixation d'azote. Contentons-nous donc de prendre ici en considération l'activité métabolique globale de l'ensemble des microorganismes, telle que la traduit le dégagement d'anhydride carbonique. Celui-ci mesure tout à la fois le flux d'énergie traversant ce compartiment de l'écosystème et la minéralisation de la matière organique.

En fait, le dégagement ainsi mesuré est celui qui provient du sol, là où, par suite de leur structure, unicellulaire dans le cas de bactéries, filamenteuse dans celui des mycéliums de champignons, se trouve localisée la grande majorité des microorganismes. Diverses techniques, plus ou moins sophistiquées, ont été proposées pour mesurer cette respiration du sol. Des difficultés sérieuses s'opposent malheureusement souvent à une interprétation correcte des résultats à l'échelle de l'écosystème.

Tableau 3. Peuplement de microorganismes du sol dans une savane de Lamto (par g de sol sec) (d'après SCHAEFER, 1974).

| Champignons | Bactéries | Actinomycètes |
|---|---|---|
| 30600 | 758400 | 2598600 |

Tableau 4. Densité des principaux groupes fonctionnels chez les Bactéries du sol de Lamto (en $10^3$ par g de terre sèche) (d'après POCHON & BACVAROV, 1973).

| | Anaérobies fixatrices d'azote | Anaérobies cellulo-lytiques | Aérobies cellulo-lytiques | Nitrifiantes |
|---|---|---|---|---|
| Octobre | | | | |
| Savane à *Hyparrhenia* | 7 | 1,3 | 5,2 | 1,5 |
| Savane à *Loudetia* | 23 | 4,5 | 7,0 | 3,2 |
| Mai | | | | |
| Savane à *Hyparrhenia* | 7 | 0,8 | 12,4 | 2,3 |
| Savane à *Loudetia* | 4 | 2,0 | 16,4 | 4,7 |

Parmi les difficultés d'une telle étude se rencontre en premier lieu l'hétérogénéité liée à la présence ou l'absence de végétaux. Travailler au-dessus d'un sol nu pose peu de problèmes — sinon celui des fuites latérales —, mais il n'en va pas de même au-dessus d'une touffe d'herbes où les activités respiratoire et photosynthétique de la plante interfèrent avec la respiration des organismes du sol. Or couper la touffe au ras du sol introduit des conditions artificielles — liées à la décomposition accélérée des parties endogées de la plante — qui retireraient toute valeur aux résultats obtenus. On ne peut donc guère opérer qu'en dehors des touffes, alors que l'activité des microorganismes du sol s'accroît considérablement au contact des racines (SCHAEFER, 1974). Fort heureusement les racines sont en fait distribuées de façon assez homogène dans le sol, y compris entre les touffes.

Une autre diffidulté est liée aux variations dans le temps de l'activité des microorganismes. La variabilité au cours de la journée impose de faire les mesures au cours de cycles journaliers complets, et la variabilité au cours des saisons successives implique de répéter les mesures à de nombreux moments de l'année.

L'établissement de relations entre la respiration et les facteurs du milieu permet toutefois de faciliter l'intégration à l'échelle de l'année, les facteurs essentiels étant la température (mais elle varie généralement assez peu dans les milieux tropicaux), l'humidité du sol (qui peut, elle, varier beaucoup dans certaines savanes) et la richesse en substrats nutritifs utilisables par les bactéries, plus laborieuse à suivre avec précision. L'établissement de ces relations est facilitée par le travail qui peut être fait *in vitro* au laboratoire en mesurant à des températures déterminées la respiration de sols préalablement séchés puis réhydratés de façon contrôlée. De telles mesures excluent, remarquons-le, la totalité des organismes animaux, tués par la dessication du sol.

La respiration du sol comprend en effet, dans la nature, une part qui revient aux macroorganismes, dont les populations ont été étudiées par ailleurs (voir chap. précédent). Dans les savanes humides, c'est le cas notamment des Vers de terre, dont l'activité métabolique est importante, et aussi des Termites, notamment des Termites humivores. Il faut donc soustraire à la respiration totale du sol celle de ces macroorganismes pour connaître ce qui correspond aux seuls microorganismes.

Dans la savane de Lamto, les résultats de SCHAEFER (1974 et non publiés) ont montré que la respiration annuelle de l'ensemble des macro- et microorganismes du sol équivaut à $26\,700\,kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$. Sur ce total, la part des animaux endogés non microscopiques, Oligochètes et Termites notamment, est de l'ordre de $2500\,kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$. Celle des microorganismes décomposeurs du sol est donc $26\,700 - 2\,500 = 24\,200\,kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$.

En réalité, la minéralisation totale réalisée par des microorganismes dans l'écosystème est supérieure. Elle est égale à la différence entre la production ($47\,600\,kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$) et l'ensemble des minéralisations réalisées par le feu ($15\,000\,kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$), par les animaux herbivores, granivores et détritivores (environ $200 + 3\,200 = 3\,400\,kJ \times ha^{-1} \times a^{-1}$), soit $47\,600 - (15\,000 + 3\,400) = 29\,200\,kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$ (voir fig. 10). Comme les microorganismes du sol ne minéralisent que $24\,200\,kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$, on doit penser que la différence, soit $29\,000 - 24\,200 = 5\,000\,kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$ est minéralisée au-dessus du sol. Cette décomposition qui affecte la partie épigée des plantes se manifeste en particulier par la perte de poids entre la fin de la période de croissance active et le passage du feu (voir fig. 3), mais les études faites par FOURNIER (1984) sur le renouvellement des feuilles montrent qu'elle existe en fait tout au long de l'année, sans qu'il y ait consommation par des animaux.

Le schéma de la fig. 9 met en relief la part prépondérante D des microorganismes dans la

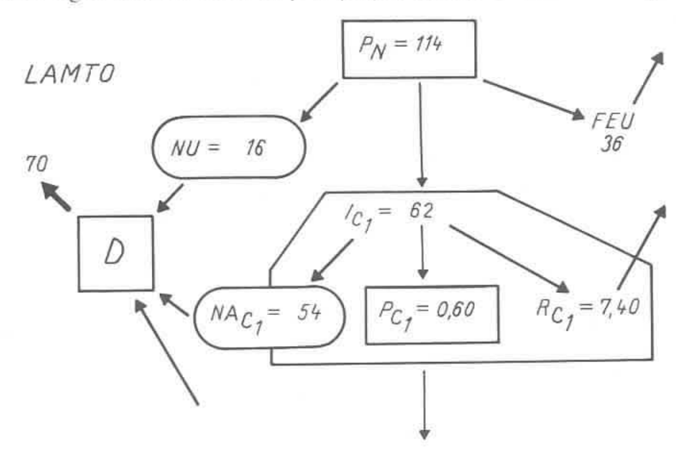



Fig. 9. Flux d'énergie (en $10^6\ kcal \times ha^{-1} \times a^{-1}$) entre le niveau des producteurs et celui des consommateurs primaires et des décomposeurs dans la savane humide de Lamto (Côte-d'Ivoire) (d'après LAMOTTE, 1977). $P_N$: production nette des végétaux; NU: énergie non utilisée; $NA_{C1}$: énergie non assimilée: $I_{C1}$: énergie ingérée; $P_{C1}$: production par les macroorganismes consommateurs primaires; D: énergie décomposée par les microorganismes; $R_{C1}$: respiration des consommateurs primaires.

minéralisation de la matière organique. Les flux d'énergie caractérisant les animaux herbivores et détritivores y ont été présentés ici ensemble, mais on a vu précédemment le rôle largement dominant des détritivores par rapport aux herbivores.

Peu d'écosystèmes herbacés ont malheureusment fait à ce jour l'objet d'une étude suffisamment complète pour permettre des comparaisons avec les résultats qui viennent d'être présentés — et qui mériteraient d'ailleurs d'être précisés davantage.

Bien qu'il s'agisse d'un milieu non tropical, les recherches très solides menées dans la prairie de Pawnee (U.S.A.) apportent toutefois aux bilans énergétiques décrits dans la savane de Lamto une intéressante confirmation. De fait, la prépondérance du rôle de la décomposition par les microorga-

nismes a été particulièrement bien mise en évidence dans cette prairie naturelle d'Amérique du Nord, un milieu herbacé soumis comme les savanes à une période à la fois chaude et sèche. L'activité des microorganismes y a été spécialement étudiée et leur rôle dans l'utilisation de la matière végétale comparé à celui des divers autres types de consommateurs (tabl. 5).

Tableau 5. Production primaire et minéralisation (respiration) par les grands ensembles trophiques dans l'écosystème de la prairie américaine de Pawnee en $kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$ (d'après les données de COLEMAN, ANDREWS, ELLIS & SINGH, 1976).

| | épigée | hypogée | **total** |
|---|---|---|---|
| Production nette | 2163 | 12280 | **14443** |
| Respiration herbivores et carnivores | 124 | 123 | **247** |
| Respiration détritivores | | 68 | **68** |
| Respiration microorganismes | | 9632 | **9632** |

Bien que les grands Ongulés — ici des Bovins domestiques — tiennent par leur biomasse une place en apparence non négligeable, ce sont les microorganismes du sol qui sont responsables de la minéralisation de la fraction la plus importante de la matière organique, plus de $9622 kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$ sur une production totale de $14429 kJ \times m^{-2} \times a^{-1}$ (soit 89 p. cent), les animaux détritivores n'intervenant que pour moins de 1 p. cent. Cette action prépondérante des microorganismes correspond à une biomasse qui a pu être estimée à 54 g de bactéries et 38 g de champignons (CLARK & PAUL, 1970).

On peut regretter de ne pas pouvoir bénéficier d'études globales de ce type sur les quelques grands écosystèmes de savane dont d'autres caractéristiques sont au contraire mieux connues. Aussi est-ce seulement par différence entre la production de l'écosystème et la consommation cumulée des herbivores et des détritivores que des estimations de l'action des microorganismes décomposeurs peuvent y être faites. Je les ai tentées notamment dans le cas des savanes du Serengeti, tant à herbes courtes en zone particulièrement sèche (600 mm de pluies), qu'à herbes hautes, en zone mieux arrosée au total (900 mm de pluies) et à saison sèche moins tranchée, en utilisant notamment les données publiées par BRAUN (1972) et par SINCLAIR (1975).

Le schéma de la fig. 10 en fournit une représentation graphique semblable à celle qui est donnée pour l'écosystème de Lamto. Il fait apparaître, là encore, la part prépondérante D de la décomposition par les microorganismes dans les flux d'énergie de l'écosystème.

## 6. Conclusions

Une caractéristique essentielle des savanes tropicales est la pauvreté en protéines des herbes qui les composent. Cette pauvreté fait qu'elles cessent d'être utilisables comme aliment par les animaux herbivores après quelques semaines de développement. Non consommées, elles subissent durant toute la saison des pluies une croissance importante qui aboutit à l'accumulation d'une forte biomasse; avec la saison sèche ces végétaux vont jaunir, sécher et seront presque inéluctablement la proies des flammes. Ce schéma de fonctionnement est tout spécialement celui des savanes humides, où la teneur en protéines est minimale. Dans les savanes les plus sèches, où l'eau — et non plus les sels minéraux — devient le facteur limitant, les herbes sont plus riches, donc consommables et consommées tout au long de leur vie ou presque, de sorte que l'importance du feu diminue d'autant.

La matière végétale qui échappe à la consommation par les herbivores et au feu — c'est le cas en particulier de presque toute la partie hypogée des plantes — est utilisée et minéralisée par des animaux détritivores et par des microorganismes décomposeurs agissant en étroite association.

C'est en effet par l'action des microorganismes que la matière végétale morte est enrichie en protéines et redevient utilisable par des animaux. Les modalités d'action de ces microorganismes sont diverses. Ils peuvent être libres, dans le sol, sur la litière ou sur la plante même, transformant les molécules complexes de la plante, celluloses et lignines, en molécules plus directement

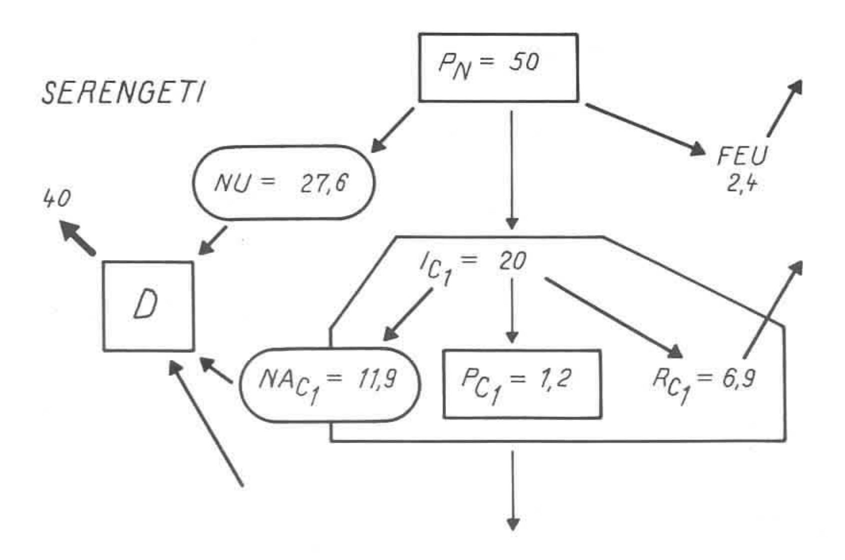



Fig. 10. Flux d'énergie (en $10^6$ kcal $\times$ ha$^{-1}$ $\times$ a$^{-1}$) entre le niveau des producteurs et celui des consommateurs primaires et des décomposeurs dans la savane sèche du Serengeti (d'après les données de BRAUN, 1970, et SINCLAIR, 1975). $P_N$: production nette des végétaux; NU: énergie non utilisée; $NA_{C1}$: énergie non assimilée: $I_{C1}$: énergie ingérée; $P_{C1}$: production par les macroorganismes consommateurs primaires; D: énergie décomposée par les microorganismes; $R_{C1}$: respiration des consommateurs primaires.

assimilables, et synthétisant par ailleurs un protoplasme qui constitue un aliment de qualité. Ils peuvent aussi jouer le rôle de symbiotes plus ou moins «cultivés» par les animaux comme le sont les champignons des meules de certains Termites, ou simplement présents dans le tube digestif de divers types d'animaux.

De ces premières attaques des végétaux morts par des microorganismes et par des animaux détritivores, résulte la formation d'une masse de matière organique faite de microorganismes, de très fins débris végétaux et d'excréments plus ou moins mêlés au sol minéral. Cette matière organique amorphe constitue l'aliment qu'ingèrent des animaux dits géophages ou humivores, qui en extraient les molécules organiques facilement assimilables et éventuellement continuent, avec l'aide de microorganismes symbiotiques, la dégradation des molécules complexes encore présentes, prolongeant donc la minéralisation tout en excrétant des fécès qui seront à leur tour ingérées par d'autres animaux géophages ou décomposées directement par les microorganismes.

Cet enchaînement complexe de phénomènes de consommation animale et de décomposition par les microorganismes, stimulé par des processus de fixation de l'azote atmosphérique par certains microorganismes, est la caractéristique majeure de la dégradation et la minéralisation progressive de la matière organique. Elle s'oppose à l'homogénéité des processus de photosynthèse qui avaient conduit à son élaboration et faisait de l'ensemble des producteurs primaires un niveau trophique simple et bien défini.

Les phénomènes qui viennent d'être décrits se retrouvent dans tous les milieux, tout particulièrement les milieux terrestres. Leurs modalités diffèrent toutefois selon les écosystèmes et conduisent à des différences qui se traduisent par la part de matière organique utilisée et minéralisée par tel ou tel type d'organismes.

Dans les savanes humides, où nous avons vu le faible rôle des herbivores et la grande importance du feu, la pauvreté en azote de la matière végétale conduit à une utilisation directe difficile — et donc relativement réduite — par les animaux détritivores *s. str.*, et au contraire à un rôle prédominant des microorganismes, favorisés en outre par l'humidité de l'air et du sol durant une saison favorable de longue durée. L'action de ces microorganismes accroît à son tour la qualité d'une matière organique morte dont peuvent alors profiter les géophages, Termites humivores et surtout Vers de terre, qui se trouvent être alors les animaux prédominants du sol. Ces géophages ingèrent beaucoup, mais

minéralisent peu, laissant ainsi disponible pour les microorganismes une masse importante de nourriture.

Dans une savane plus sèche comme celle du Serengeti, la meilleure qualité des herbes, qui a déjà favorisé les herbivores et diminué la part détruite par le feu de brousse, permet aussi une consommation directe plus forte par les détritivores, tout spécialement les Termites champignonnistes, tandis les animaux géophages (Oligochètes et Termites herbivores) sont, eux, défavorisés par l'extrême sécheresse périodique du milieu. Les microorganismes, quant à eux, minéralisent une

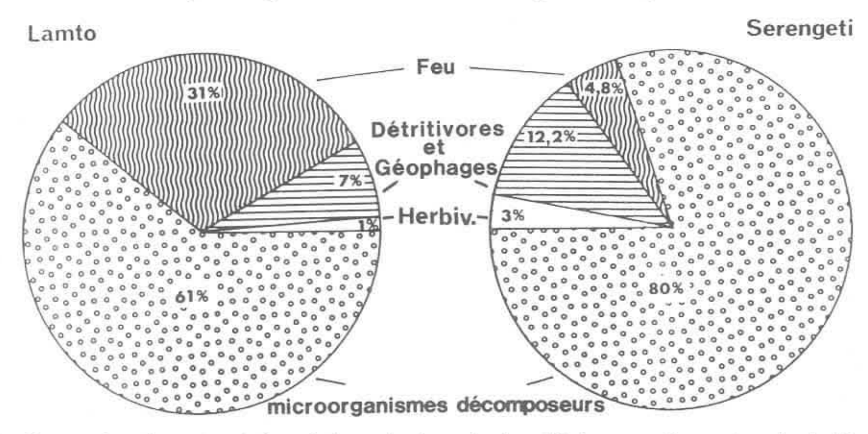



Fig. 11. Comparaison des parts relatives de la production primaire utilisées respectivement par les herbivores, les détritivores et géophages, le feu et les microorganismes décomposeurs dans une savane humide (Lamto) et dans une savane sèche (Serengeti). (D'après LAMOTTE, 1987).

part de la production végétale encore plus importante que dans les savanes humides, bénéficiant de la portion bien plus faible de matière oganique détruite par le feu (4,8 % au lieu de 31 %); leur rôle apparaît ainsi tout à fait prépondérant (minéralisation de 80 % de la production au lieu de 61 % dans la savane humide de Lamto). La fig. 11 fait bien apparaître les caractéristiques principales des deux savanes étudiées.

## 7. Résumé

La consommation d'herbes vivantes — feuilles, tiges et racines — ne représente qu'une très faible fraction de la production primaire des savanes. Elles est proportionnellement plus élevée dans une savane sèche (3 %) que dans une savane humide (1 %), en rapport avec la pauvreté plus grande en protéines des herbes dans cette dernière.

La part de la matière organique restante utilisée par les animaux détritivores et géophages est, comme celle de la matière consommée vivante — et pour la même raison —, sensiblement plus élevée dans les savanes sèches (12,2 % au lieu de 7 %).

Quant à la part du feu, elle est très supérieure dans la savane humide (31 %), moins consommée que dans la savane sèche (4,8 %). Aussi la fraction minéralisée par les microorganismes décomposeurs — bactéries et champignons — se trouve-t-elle au total sensiblement plus élevée dans la savane sèche (80 % au lieu de 61 %).

## 8. Bibliographie

ALLEN, K. R., 1971. Relation between production and biomass. J. Fish Res. Bd. Canada **28**, 1573–1581.

ATHIAS, F., G. JOSENS, & P. LAVELLE, 1974. Traits généraux du peuplement endogé: le peuplement animal. *In:* Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). Les organismes endogés. Bull. liaison cher. Lamto, N. S., **5**, 45–54.

BOJSEN-JENSEN, P., 1919. Valuation of the Limfjord 1909–1917, its quantity, variation and annual production. Rep. Danish Biol. Sta. **26**, 3–44.

BRAUN, H., 1972. Primary production in the Serengeti: purpose, methods and some results of research. *In:* Proceedings IBP regional meeting on Grassland Research Projects (Lamto Ivory Coast 30. 12. 1971–3. 1. 1972).

César, J., 1981. Cycles de la biomasse et des repousses après coupe en savane de Côte d'Ivoire. Rev. Elev. Méd. Vét. Pays trop. **34**, 73–81.

César, J., & J. C. Menaut, 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). Le peuplement végétal. Bull. liaison cher. Lamto, N. S., 2: 161 p.

Clark, F. E.,& E. A. Paul, 1970. The microflora of grasslands. Advances in Agronomy **22**, 375–435.

Coleman, D. C., R. Andrews, J. E. Ellis et J. S. Singh, 1976. Energy flow and partitioning in selected man-manged and natural ecosystems. Agro-Ecosystems **3**, 45–54.

Fournier, A., 1984. Dynamique foliaire chez deux espèces de Graminées en savane préforestière (Lamto, Côte-d'Ivoire). Vegetatio **57**, 177–178.

Hébrant, F., 1970. Etude du flux énergétique chez deux espèces du genre Cubitermes Wasmann (Isoptera, Termitinae), termites humivores des savanes tropicales de la région éthiopienne. Thèse-ès-Sciences, Louvain: 227 pp.

Josens, G., 1972. Etudes biologique et écologique des Termites (Isoptera) de la savane de Lamto-Pakobo (Côte-d'Ivoire). Thèse Doct. Etat, Faculté des Sciences de Bruxelles: 262 pp.

— 1974. Etude fonctionnelle de quelques groupes animaux: les Termites. *In:* Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). Les organismes endogés. Bull. liaison cher. Lamto, N. S., **5**, 91–131.

— 1982. Le bilan énergétique de *Trinervitermes geminatus* (Wasmann) (Termitidae, Nasutitermitinae). 2. Mesures de consommation en laboratoire. Ins. Soc. **29**, 511–524.

Kaiser, P., 1979. Soil microflora. *In:* Tropical grazing land ecosystems. UNESCO, Natural resources research **16**, 180–184.

— 1981. Microflore des sols. *In:* Ecosystèmes pâturés tropicaux. UNESCO, Recherches sur les ressources naturelles **16**, 183–187.

Lamotte, M., 1973. Bilans énergétiques et production à l'échelle des individus et à l'échelle des populations. Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique **103**, 21–36.

— 1982. Consumption and decomposition in tropical grassland ecosystems at Lamto, Ivory Coast. *In:* B. J. Huntley & B. H. Walker, éds., Ecology of Tropical Savannas. Springer Verlag, Ecological Studies, **42**, Berlin, 415–429.

— 1987. El destino de la materia vegetal en los ecosistemas herbaceos tropicales. *In:* J. J. San José, R. Montes, éds. La capacidad bioproductiva de sabanas. CIET, Caracas, 1987, 1–77.

— & J. A. Meyer, 1978. Utilisation des taux de renouvellement P/B dans l'analyse du fonctionnement énergétique des écosystèmes. C. R. Acad. Sc. Paris, sér. D, **286**, 1387–1389.

Lavelle, P., 1971. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Production annuelle d'un Ver de terre, *Millsonia anomala* Omodeo. La Terre et la Vie **25**, 240–254.

— 1978. Les Vers de terre de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire): peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Publ. Lab. Zool. E. N. S. **12**, 301 pp.

— 1981. Stratégies de reproduction chez les vers de terre. Acta Oecologica, Oecol. Gener. **2**, 117–133.

Lepage, M., 1974. Les termites d'une savane sahélienne (Ferlo Septentrional, Sénégal): peuplement, populations, consommation, rôle dans l'écosystème. Thèse Doct. Etat. Université de Dijon, 344 pp.

Pochon, J., & I. Bacvarov, 1973. Données préliminaires sur l'activité microbiologique des sols de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). Rev. Ecol. Biol. Sol **10**, 35–43.

Rambelli, A., & A. Bartoli, 1972. Recherches sur la microflore fongique des sols de Lamto (Côte-d'Ivoire). Rev. Ecol. Biol. Sol **9**, 41–53.

— G. Puppi, A. Bartoli & S. G. Albonetti, 1973. Deuxième contribution à la connaissance de la microflore fongique dans les sols de Lamto en Côte d'Ivoire. Rev. Ecol. Biol. Sol **10**, 13–18.

Schaefer, R., 1974. Activité métabolique du sol: fonctions microbiennes et bilan biochimique. *In:* Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). Les organismes endogés. Bull. liaison cher. Lamto, N.S., **5**, 167–184.

Sinclair, A. R. E., 1975. The resource limitation of trophic levels in tropical grassland ecosystems. J. Anim. Ecol. **44**, 499–522.

Wood, T. G., & W. A. Sands, 1978. The role of termites in ecosystems. *In:* M. V. Brian, (éd.), Production Ecology of Ants and Termites. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 245–292.

**Synopsis:** *Subject review article*

Lamotte, M., 1989. Place des animaux détritivores et des microorganismes décomposeurs dans les flux d'energie des savanes africaines [Place of detritivore animals and microbial decomposers in the énergy flux of african savannas]. Pedobiologia **33**, 17–35.

The consumption of live grass – leaves, stalks and roots – represents only a slight fraction of primary production in savanna land. It is relatively higher in a dry savanna (3%) than in a humid savanna (1%), where the protein content of the grasses is very low.

The remaining organic matter used by detritus-feeding and geophagous animals is, like that of the living matter consumed and for the same reason, considerably higher in the dry savannas (12.2% instead of 7%).

Far more grasses are destroyed by fire in humid savannas (31%), where less are consumed than in the dry areas (4.8%). Thus the fraction mineralised by decomposing micro-organisms — bacteria and fungi — are significantly higher in the dry savannas (80% compared with 61%).
**Key words:** Detritivora, microorganisms, decomposers, energy flux, metabolism, african savanna.

**Address of the author:** Prof. Dr. M. LAMOTTE, Ecole Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie, 46 rue d'Ulm, Paris Cedex 05, F - 75230, France.